

Second type pollinique dans le genre *Caesalpinia*. Nouvelles données sur l'évolution dans la tribu des *Caesalpinieae*

S. SENESSE

Résumé. — L'étude des grains de pollen de *Denisophytum madagascariense* R. Viguier et de *Caesalpinia antsiranensis* R. Capuron justifie la mise en synonymie du genre *Denisophytum*. La position de l'espèce conservée, au sein du genre et de la tribu des *Caesalpinieae*, est discutée. Mise en évidence de relations entre les groupes *Caesalpinia* et *Dimorphandra*.

Summary. — A study of the pollen characters of *Denisophytum madagascariense* R. Viguier and *Caesalpinia antsiranensis* R. Capuron suggests that they are conspecific, the correct name being *C. madagascariensis*. The phyletic position of this species is discussed. The links between *Caesalpinia* and *Dimorphandra* groups are shown.

Suzanne Senesse, Laboratoire de Palynologie, UA 327 C.N.R.S., Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, 34060 Montpellier cedex, France.

Le genre malgache *Denisophytum* et son unique espèce *D. madagascariense* ont été décrits par R. VIGUIER, les diagnoses n'ayant été publiées qu'à titre posthume, en 1948, à l'initiative du Prof. H. HUMBERT (VIGUIER, 1948).

VIGUIER ne disposait que d'un échantillon récolté par PERRIER DE LA BÂTHIE, le type (PB. 4147, P) dont l'appareil végétatif est incomplètement développé. Nous trouvons néanmoins dans les diagnoses : feuilles paripennées.

En 1967, R. CAPURON décrit l'espèce malgache *Caesalpinia antsiranensis* d'après trois échantillons à feuilles bipennées (CAP. 22990, 23240 bis, 22939-SF, P), et en établit la diagnose. Par la suite, remarquant vraisemblablement la grande similitude de son matériel avec celui de VIGUIER, CAPURON réunit dans l'herbier du Muséum de Paris les échantillons se rapportant aux deux taxons, mais sans publier la synonymie.

Dans la littérature, on constate que *Denisophytum* n'est pas cité par SCHULZE-MENZ en 1964 et que HUTCHINSON, la même année, le fait apparaître dans son « groupe 2 », le genre *Caesalpinia* trouvant sa place dans le « groupe 5 ». Un classement très éloigné des deux taxons est également obtenu par PETTIGREW & WATSON en 1977 dans leur analyse des caractères par un programme informatique. Le qualificatif des feuilles « penné » (*Denisophytum*) ou « bipenné » (*Caesalpinia*), utilisé dans les clefs dichotomiques, est responsable de ces résultats. HEYWOOD en 1971 ne classe le genre dans aucune des tribus des *Caesalpinioideae*. ALLEN & ALLEN (1981) l'incluent dans leur liste alphabétique des Légumineuses. La même année

POLHILL & VIDAL font entrer *Denisophytum* dans le genre *Caesalpinia* mais sans justification. Il est vrai que, du point de vue strictement macromorphologique, l'ensemble de ce matériel non épineux, avec feuilles bipennées à folioles opposées sur trois échantillons, sépales imbriqués, fleurs jaunes légèrement zygomorphes, ovaire glabre à stigmate tronqué et fruits déhiscent, oriente avec force le systématique vers certaines espèces du genre *Caesalpinia*. Le stade de développement encore juvénile des rameaux de l'échantillon de VIGUIER est sans doute à l'origine de la prudence des macromorphologistes.

L'utilisation des données palynologiques permet d'écarter toute ambiguïté et de mettre en valeur, une fois de plus, l'intérêt de cette discipline en systématique. Bien que le matériel ait été peu abondant, le pollen de chacune des deux espèces a été étudié en microscopies optique et électronique à balayage.

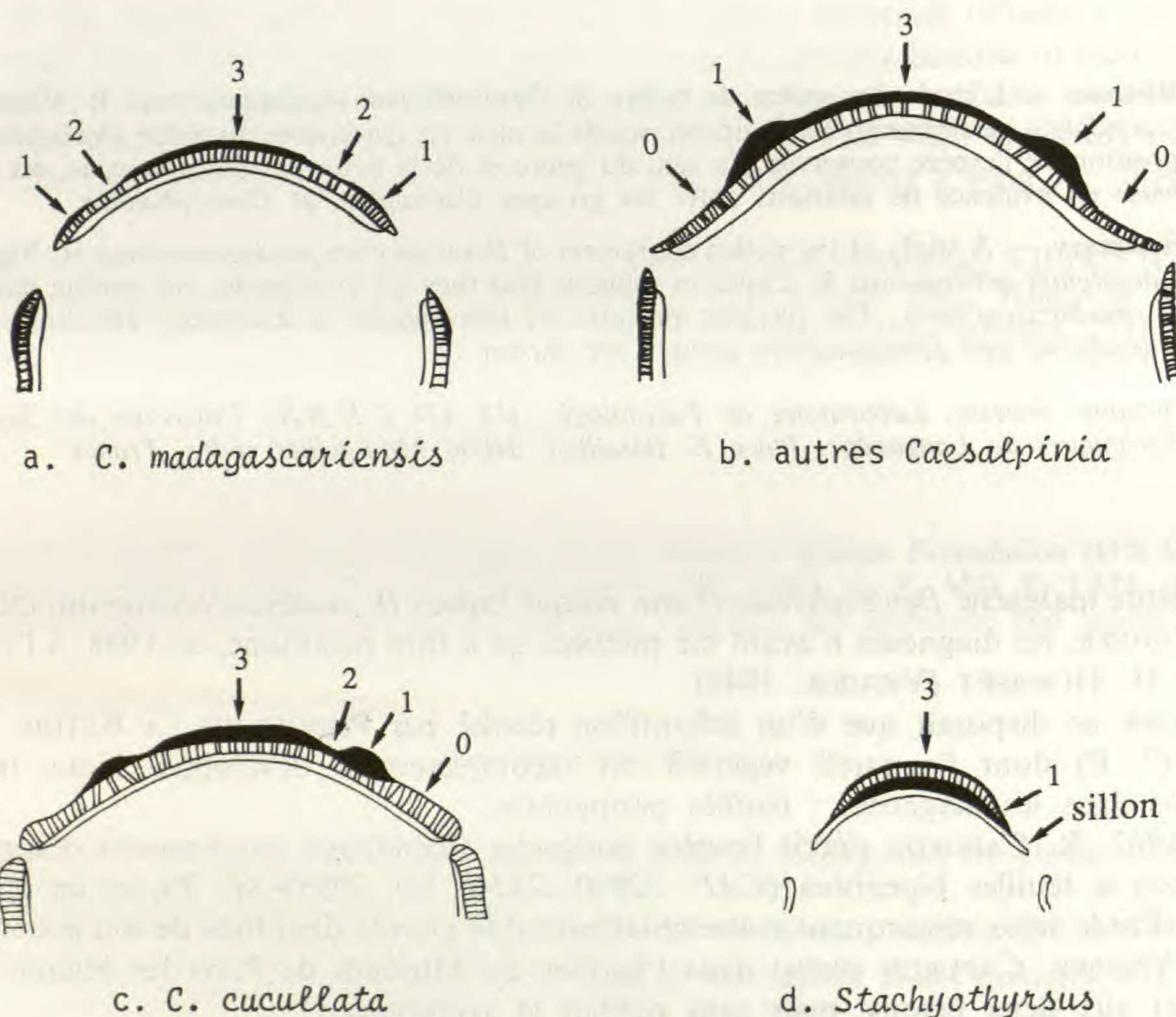


FIG. 1. — Coupes optiques équatoriales ($\times 1000$). Les mailles et perforations du tectum n'ont pas été représentées. a, b, c : tectum en noir, nexine en blanc ; d : tectum et foot-layer en noir, endexine en blanc.

Les échantillons *PB. 4147* et *CAP. 22939-SF* possèdent tous deux un pollen longiaxe, tricolporé, finement réticulé avec une diminution progressive du nombre et du diamètre des mailles vers le pôle et vers les sillons où se constituent les marges. Ces dernières, de type simple (SENESE, 1980 : 408), pourvues d'un tectum pratiquement complet avec de très petites

perforations, entourent les sillons longs et étroits. On observe, en outre, une diminution progressive des mailles vers le centre de l'intercolpium qui apparaît perforé (Fig. 2, 7, 8 et SENESSE 1980 : 409, fig. 9, 10). Sur la coupe optique équatoriale (Fig. 1, a ; 2, 3), trois parties différentes peuvent effectivement être observées :

- 1, perforée à tectum pratiquement complet, le long de l'aperture ;
- 2, à mailles plus grandes et épaisseur de l'ectexine légèrement diminuée par rapport au reste du grain (voir flèches Fig. 2, 3) ;
- 3, perforée, au centre de l'intercolpium.

Cette structure particulière resserre les liens de parenté entre les échantillons faisant l'objet de cette étude et permet d'envisager la mise en synonymie des deux taxons.

En effet, à l'exception du caractère foliaire décrit par VIGUIER sur un échantillon juvénile, les descriptions de l'appareil végétatif et floral données par les deux auteurs sont rigoureusement identiques. Les deux espèces ont également en commun le même pollen dont la morphologie est particulière. Il y a donc identité entre le matériel de CAPURON et celui de VIGUIER, ce qui justifie la mise en synonymie des deux espèces. Le genre *Caesalpinia* ayant été décrit avant le genre *Denisophytum* nous sommes amenée, comme POLHILL & VIDAL, à inclure *Denisophytum madagascariense* dans le genre *Caesalpinia*, en précisant toutefois que, pour les caractères foliaires, seule la diagnose de CAPURON est retenue. *C. antsiranensis* Capuron étant postérieur à *D. madagascariense* R. Viguier, la combinaison suivante est établie :

Caesalpinia madagascariensis* (R. Viguier) Senesse, *comb. nov.

- *Denisophytum madagascariense* R. VIGUIER, Not. Syst. 13 : 349 (1948). Type : Perrier de la Bâthie 4147 (holo-, P).
- *Caesalpinia antsiranensis* CAPURON, Adansonia, sér. 2, 7 (2) : 203 (1967), *syn. nov.* Type : Capuron 22990-SF (holo-, P).

Les autres espèces de *Caesalpinia* ayant un pollen très différent de celui de *C. madagascariensis*, une comparaison s'impose, avec comme corollaire, la définition de la position de cette dernière espèce au sein du genre et de la tribu des *Caesalpinieae*.

LE POLLEN DE « TYPE CAESALPINIA ».

Le genre *Caesalpinia* compte plus d'une centaine d'espèces. Le pollen d'un grand nombre d'entre elles est connu : de forme bréviaxe, il présente trois apertures composées, à sillon le plus souvent très court, entourées de marges complexes comprenant :

- une marge interne très large ;
- une marge externe étroite (SENESSE, 1980 : 414-415).

C'est le type margocolporé de TSUKADA (1963). Certains auteurs considèrent actuellement les marges internes du pollen de *Caesalpinia* comme de larges sillons et le colporus comme une

simple endoaperture (COWAN, 1981 ; THANIKAIMONI, 1984 et 1986 ; ROWLEY & SKVARLA, 1987).

En fait, la zone aperturale du « type *Caesalpinia* » comporte :

— Une ouverture dans l'endexine (SENESSE, 1980 : 415, fig. 2 et 16), généralement ovale dans le sens méridien, dont les rapports longueur sur largeur permettent l'emploi du terme « pore », mais qui, dans de rares cas, peut se présenter sous la forme d'un sillon¹.

— Au-dessus de cette endoaperture, une fente très étroite au niveau de l'ectexine (SENESSE, 1980 : 415, fig. 1, 9, 14, 15). Difficile à observer en microscopie optique, la structure de l'exine, à ce niveau, apparaît nettement en MeT, tout au moins chez *Caesalpinia gilliesii* (ROWLEY & SKVARLA, 1987) : on observe sur la figure 19 présentée par ces auteurs, un amincissement de l'ectexine dû à la disparition des columelles. Le tectum, très mince, forme une étroite et profonde invagination, bien visible, malgré le biais de la coupe.

— A la périphérie des intercolpiums (Fig. 1, b, zone 3), un bourrelet étroit (zone 1), à tectum épaissi, généralement lisse, passant progressivement à la structure intercolpiale et qui, de ce fait, est l'homologue de la marge « simple » rencontrée dans d'autres types polliniques.

— Entre cette « marge externe » et l'aperture, une zone particulière (Fig. 1, b, zone 0) caractérisée par une exine à tectum très mince identique à celui observé au niveau de l'ectoaperture (ROWLEY & SKVARLA, 1987, fig. 19). Les columelles sont soit de même hauteur que celles de l'intercolpium soit plus longues (Fig. 3, 11), mais très serrées les unes contre les autres. Ceci est généralement un caractère de marge. En effet, au niveau d'un sillon, mis à part les opercules, le matériel ectexinique est généralement très réduit, et les columelles, en particulier, absentes. Par ailleurs, dans les pollens à marges simples, l'épaisseur de ces dernières décroît progressivement jusqu'au bord de l'aperture. Mais lorsque cette dernière est réduite comme dans les pollens porés par exemple, on n'observe jamais une décroissance de l'épaisseur des marges. L'annulus, en effet, est un épaississement de l'ectexine. Dans le « type *Caesalpinia* », la « zone 0 » est placée entre le rebord massif de l'intercolpium et l'aperture très courte, ce qui peut justifier la constance de l'épaisseur de l'ectexine sur toute sa surface.

Le pollen de « type *Caesalpinia* » présente donc une zone aperturale spéciale qu'on ne peut ramener à un banal colporus à marges simples. Nous pensons que l'expression « à marges complexes » souligne la présence de plusieurs marges et la complexité des structures. Par ailleurs, le terme « margocolporus » de TSUKADA a l'avantage de qualifier cette zone qu'on ne peut assimiler ni à un sillon, ni à une marge classique. Inversement, l'emploi de ce terme, par certains auteurs pour désigner la marge simple d'un pollen tricolporé classique, nous paraît un non sens, TSUKADA ayant créé ce mot pour distinguer un type pollinique particulier de tous les autres.

POSITION DE L'ESPÈCE *CAESALPINIA MADAGASCARIENSIS* AU SEIN DU GENRE *CAESALPINIA*.

L'espèce *Caesalpinia madagascariensis* par son pollen à marges simples se distingue, au sein du genre, des espèces caractérisées par un pollen à marges complexes. Le fait de trouver

1. *Caesalpinia mimosoides* (VIDAL & HUL THOL, 1976).

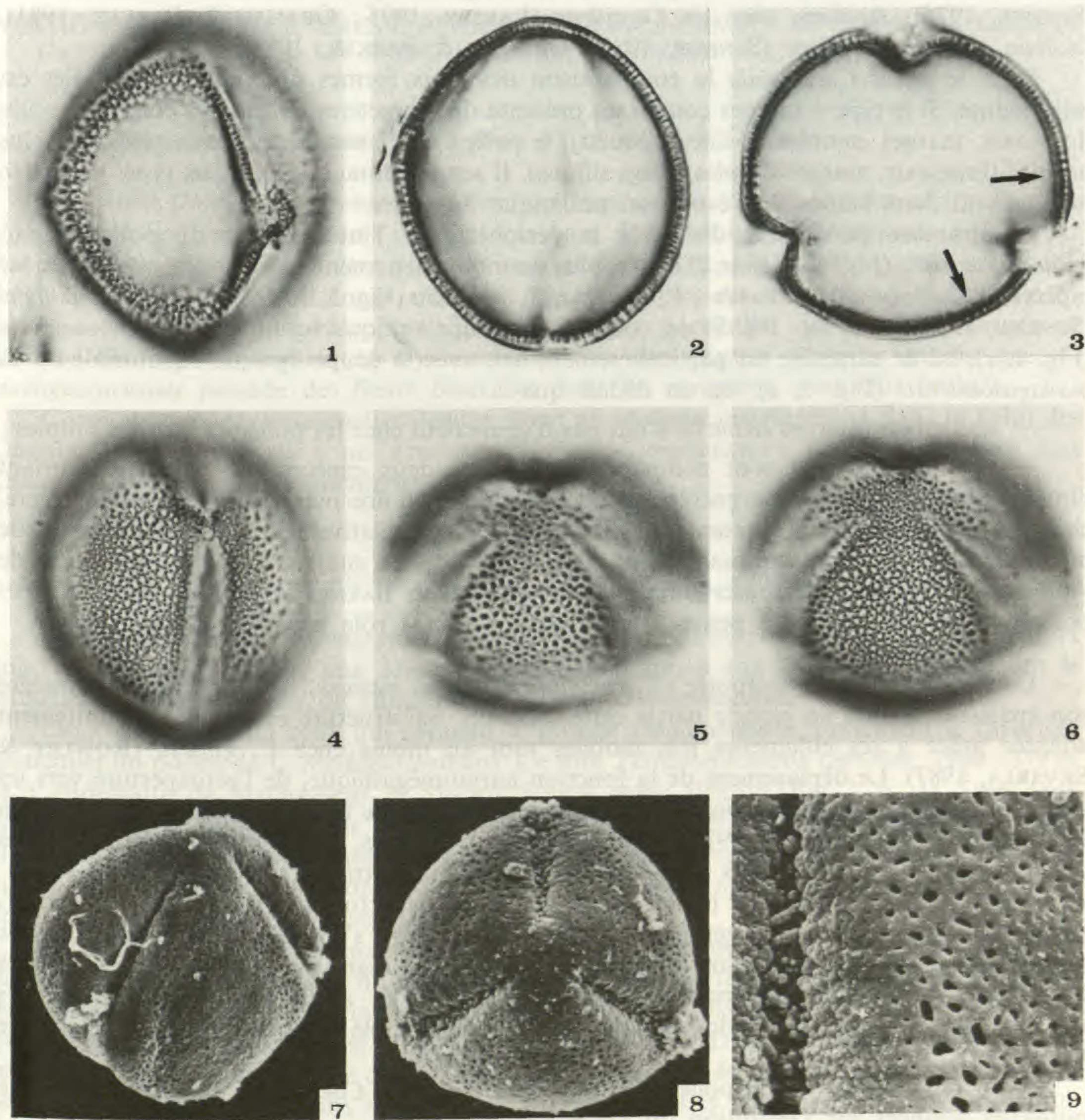


FIG. 2. — *Caesalpinia madagascariensis* (R. Viguier) Senesse (*Capuron 22939-SF*) : 1, profil de l'endoaperture ; 2, coupe optique méridienne ; 3, coupe optique équatoriale ; 4, ectoaperture ; 5, 6, exine en M.O., L.O. 1 et 2 au niveau de l'intercolpium ; 7, vue méridienne en MeB ; 8, vue polaire en MeB ; 9, exine en MeB et ectoaperture. 1 à 8 ($\times 1000$) ; 9 ($\times 3000$).

plusieurs types de pollen dans un même genre n'est pas exceptionnel et se présente dans toutes les tribus de *Caesalpinioideae*. Nous pouvons citer les genres *Afzelia* dans la tribu des *Detarieae* (SENESSE, 1976), *Bauhinia* chez les *Cercideae* (LARSEN, 1975 ; GRAHAM & BARKER, 1981), *Dialium* chez les *Cassieae* (SENESSE, 1980 ; GRAHAM & BARKER, 1981).

Dans le genre *Caesalpinia* la comparaison des deux formes polliniques entre elles est intéressante. Si le type à marges complexes présente des caractères considérés comme évolués (bréviaxie, marges complexes, sillons courts), le pollen de *C. madagascariensis* apparaît plus primitif (longiaxe, marges simples, longs sillons). Il semble donc que ces deux types de pollen représentent deux stades de l'évolution pollinique du genre.

La structure particulière décrite à la périphérie de l'intercolpium du pollen de *C. madagascariensis* (Fig. 1, a, zone 2) existe, plus ou moins nettement caractérisée, chez quelques espèces de *Caesalpinia* : *C. bonduc*, *C. coriaria*, *C. cucullata* (Fig. 3, 10, 11), *C. insolita*, *C. dalei* (SENESSE, 1980 : 415, fig. 19). Si on compare la coupe optique équatoriale de *C. cucullata* (Fig. 1, c), où ce caractère est particulièrement net, avec la coupe optique équatoriale de *C. madagascariensis* (Fig. 1, a), on en déduit que :

- les marges internes (zone 0) n'ont pas d'équivalent chez les pollens à marges simples ;
- les zones 1, 2, 3 sont comparables dans les deux espèces. Le bourrelet bordant l'intercolpium des pollens margocolporés est l'homologue d'une marge simple. Cette dernière, chez *C. madagascariensis*, présente d'ailleurs un tectum relativement épais dans sa partie médiane. Cette structure qui associe une marge renforcée et une zone amincie au niveau de l'intercolpium rappelle les observations de BLACKMORE & BARNES (1986) sur d'autres types polliniques et nous incite à penser que la zone 2 a une rôle harmomégathique.

Dans la forme margocolporée (*C. cucullata* et autres espèces), la marge interne, malgré son épaisseur, assure en grande partie cette fonction. Sa structure est en effet parfaitement adaptée grâce à ses columelles très mobiles tout au moins chez *C. gilliesii* (ROWLEY & SKVARLA, 1987). Le déplacement de la fonction harmomégathique, de l'ectoaperture vers les zones marginales puis intercolpiales, généralement corrélé avec une ectoaperture plus courte a été observé par MULLER (1979) puis BLACKMORE & BARNES (1986) dans d'autres familles d'Angiospermes ; le pollen des *Caesalpinia* en est une illustration parfaite.

Au cours de l'évolution, ce pollen a donc acquis une structure très spécialisée. L'espèce *C. madagascariensis* rattachée au genre par sa macromorphologie s'en rapproche, du point de vue pollinique, par la structure de son intercolpium, mais s'en éloigne par l'ensemble de ses autres caractères : forme longiaxe, ectoaperture allongée associée à un pore circulaire, marges simples. Du point de vue phylogénétique cette espèce semble se situer à la base du genre *Caesalpinia*.

Une étude exhaustive du pollen de toutes les espèces de *Caesalpinia* devrait apporter de nouvelles données sur l'évolution du genre.

POSITION DE L'ESPÈCE *CAESALPINIA MADAGASCARIENSIS* AU SEIN DU GROUPE *CAESALPINIA* ET DE LA TRIBU DES *CAESALPINIEAE*¹.

1. RAPPORTS ENTRE *C. madagascariensis* ET LE GROUPE *Gleditsia*.

Les genres *Gleditsia* et *Gymnocladus* dont certaines espèces constituent des relictés dans les zones tempérées, sont considérés comme à la base de la tribu des *Caesalpinieae* (POLHILL, RAVEN & STIRTON, 1981). Or leur pollen (GRAHAM & BARKER, 1981 ; LIEUX, 1982) tricolporé, longiaxe, à petit réticule et longs sillons à marges simples est très proche de celui de *C. madagascariensis* sans présenter toutefois le caractère particulier de l'intercolpium de ce dernier. En outre, *Gleditsia* et *Gymnocladus* sont des plantes dioïques tandis que *C. madagascariensis* possède des fleurs bisexuées dont les caractères sont plus évolués.

Caesalpinia madagascariensis constitue donc un chaînon intermédiaire dans la tribu des *Caesalpinieae*, « postérieur » au « modèle *Gleditsia-Gymnocladus* » mais « antérieur » aux *Caesalpinieae* de type margocolporé.

2. RAPPORTS ENTRE *C. madagascariensis* ET LE GROUPE *Dimorphandra*.

Dans le groupe relicté *Dimorphandra*, on peut mettre en évidence un éventail de caractères dont certains sont propres aux *Mimosoideae*, mais d'autres aux *Caesalpinieae* justifiant le rattachement à cette tribu de l'ancienne tribu des *Dimorphandreae*.

Deux genres, parmi ceux qui forment le groupe *Dimorphandra*, présentent le caractère particulier du pollen de *C. madagascariensis*. Ce sont *Tetrapterocarpon* (SENESSE, 1980 : 379 et 385), endémique de Madagascar, et *Stachyothyrsus*, genre africain (Fig. 1, d ; 3). Tous deux présentent un tectum dont les perforations pour le premier, les mailles pour le second, diminuent en nombre et en taille vers les pôles et les apertures mais aussi vers le centre des intercolpiums. Cette structure de l'exine est cependant moins nettement caractérisée dans ces deux genres que chez *C. madagascariensis*.

Le pollen de *Stachyothyrsus* est par ailleurs particulièrement intéressant. Tout d'abord, sur des pollens non acétolysés, on peut observer une ectoaperture plus ou moins laciniée au-dessus du pore (Fig. 3, 2) confirmant les liens entre le groupe *Dimorphandra* et les *Mimosoideae* chez lesquelles cette structure est caractéristique (GUINET, 1981). La variation est grande dans ce genre, tant du point de vue de l'épaisseur de l'exine que de la forme générale du grain, nettement bréviaxe sur certains échantillons (Fig. 3, 5, 6). Les intercolpiums sont très étroits comme chez les *Caesalpinieae* margocolporées ce qui a conduit GRAHAM & BARKER (1981) à le classer dans le « type *Caesalpinia* ». On remarque que la marge entourant les apertures (Fig. 1, d, zone 1 ; 3, 1) correspond à un amincissement de l'ectexine au niveau des columelles et de la foot-layer ; cette dernière est très épaisse au centre des intercolpiums. Le reste de la surface du grain est occupé par trois colporus à sillon long et large où l'endexine domine (Fig. 3, 1). Nous

1. Classification utilisée : POLHILL & VIDAL, 1981.

ne sommes donc pas en présence d'un pollen à marges complexes, mais d'un pollen tricolporé à marges simples, ces dernières étant réduites au bord externe des intercolpiums.

Les pollens de *Stachyothyrsus* et des *Caesalpinia* margocolporés sont donc différents mais très probablement reliés phylogénétiquement. Les caractères évolués des *Caesalpinia* (bréviaxie, taille moyenne ou grande, ectoaperture courte et étroite, endoaperture plus ou moins allongée, marges complexes) peuvent être dérivés de ceux, plus primitifs de *Stachyothyrsus* (forme longiaxe ou bréviaxie, petite taille, ectoaperture longue et large, endoaperture circulaire, marges simples).

Si l'on compare les schémas b et d de la Fig. 1, on voit que la différence majeure entre les deux pollens vient de l'absence, chez *Stachyothyrsus*, de la « zone 0 », soit de la marge interne. Il apparaît nettement que celle-ci occupe, chez *Caesalpinia* l'emplacement du sillon de *Stachyothyrsus*.

L'acquisition d'ouvertures réduites entraîne automatiquement l'augmentation des surfaces non aperturales : pour une même taille, un grain tripore présente une surface exempte d'ouvertures plus grande qu'un grain tricolporé. De l'examen des pollens de *Stachyothyrsus* et *Caesalpinia*, il découle que la surface occupée par le sillon long et large de *Stachyothyrsus* a été remplacée, chez les *Caesalpinia* margocolporés, par une exine qui se trouve être ici différente de celle de l'intercolpium et que nous avons appelée « marge interne ». De ce fait, le rapport surface intercolpiale/surface aperturale marges comprises n'a pas changé ce qui permet de mieux comprendre la ressemblance frappante, au premier abord, entre les pollens des deux genres. L'origine particulière de la marge interne nous fait d'autant plus apprécier le terme de TSUKADA dans lequel on retrouve les substantifs « marge » et « colpus ».

Il est intéressant de noter l'apparition plus ou moins bien établie de la bréviaxie chez *Stachyothyrsus* précédant la réduction de l'ouverture réalisée chez *Caesalpinia*, ce qui va dans le sens des observations de MULLER (1979) sur les formes colpées et tricolpées permettant à cet auteur de déduire que la modification aperturale est un caractère dérivé par rapport au changement de forme. Chez *Stachyothyrsus* d'ailleurs, ce sont les ouvertures, non modifiées, à sillon long et large, qui assurent la fonction harmomégathique (Fig. 3, 2, 3). Cette dernière, comme nous l'avons vu plus haut, sera déplacée au cours de l'évolution chez les *Caesalpinieae* margocolporées, en liaison avec le raccourcissement de l'ouverture.

Le genre *Stachyothyrsus* est donc très étroitement relié aux genres margocolporés du groupe *Caesalpinia*.

Le groupe *Dimorphandra*, en définitive, réunit des genres fortement orientés vers les *Mimosoideae* mais aussi, à l'intérieur des *Caesalpinieae*, vers le groupe *Caesalpinia*.

3. POSITION DE *Caesalpinia madagascariensis*.

Par la présence de deux formes polliniques parmi ses espèces, le genre *Caesalpinia* reflète les caractères du groupe *Caesalpinia* (Tableau 1). Dans ce dernier nous trouvons en effet :

— Les genres *Cenostigma*, *Stuhlmannia*, *Cordeauxia*, *Pterolobium*... à pollen semblable à celui des *Caesalpinia* margocolporés. Ce type pollinique, dont la structure compliquée a été précocement acquise, est resté morphologiquement figé. La fleur, par contre, comme l'ont montré POLHILL & VIDAL (1981), a poursuivi progressivement son évolution vers une zygomorphie de plus en plus prononcée.

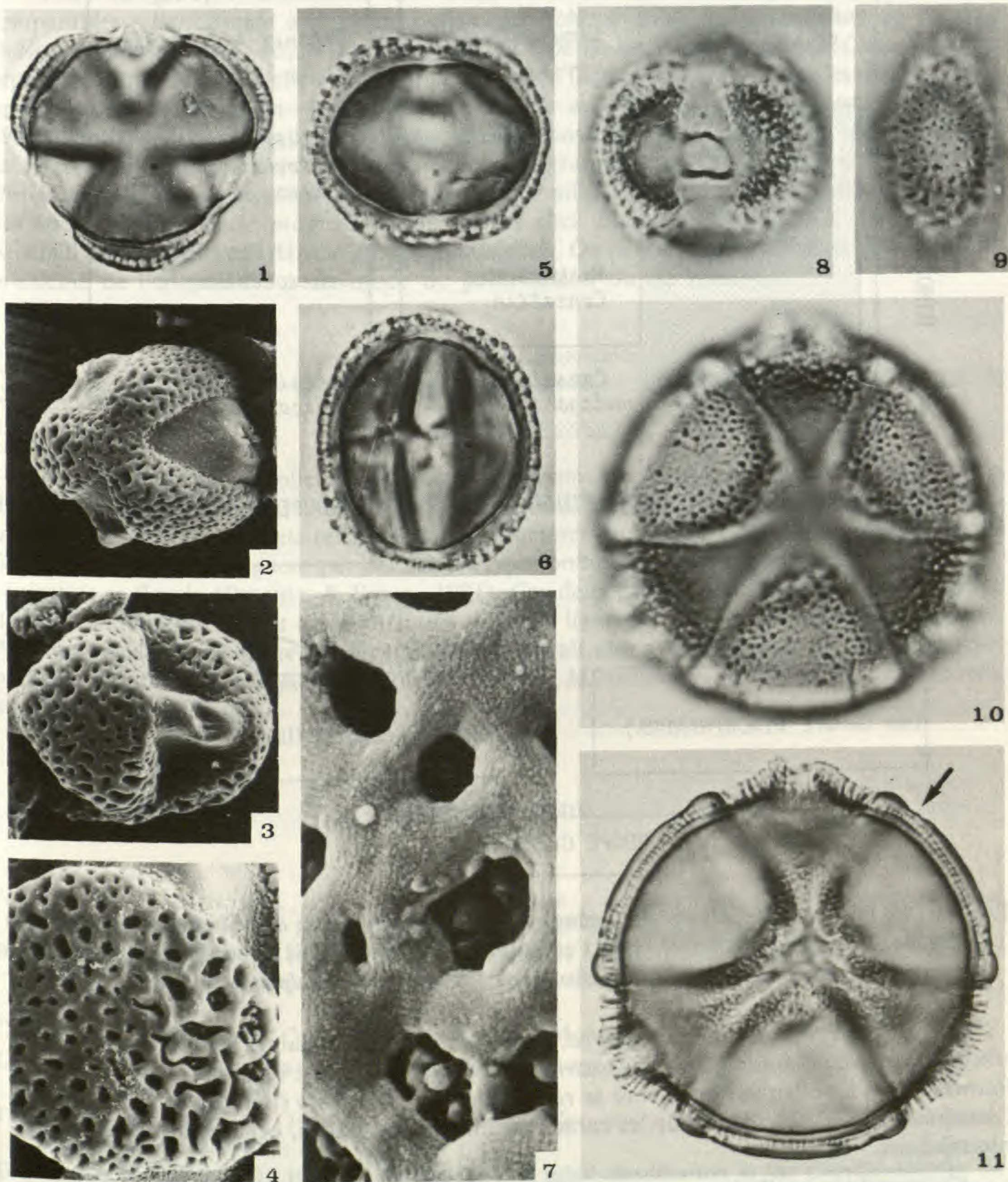


FIG. 3. — *Stachyothyrsus staudtii* Harms : 1, coupe optique équatoriale ; 2, vue polaire (MeB) ; 3, vue méridienne (MeB) ; 4, intercolpium (MeB) ; 5, 6, coupes optiques méridiennes ; 7, détail de l'exine (MeB) : noter la fine striation supratectale ; 8, aperture ; 9, intercolpium. — *Caesalpinia cucullata* Roxb. : 10, vue polaire ; 11, coupe optique équatoriale. 1 à 3, 5, 6, 8 à 11 ($\times 1000$) ; 4 ($\times 3000$) ; 7 ($\times 10000$).

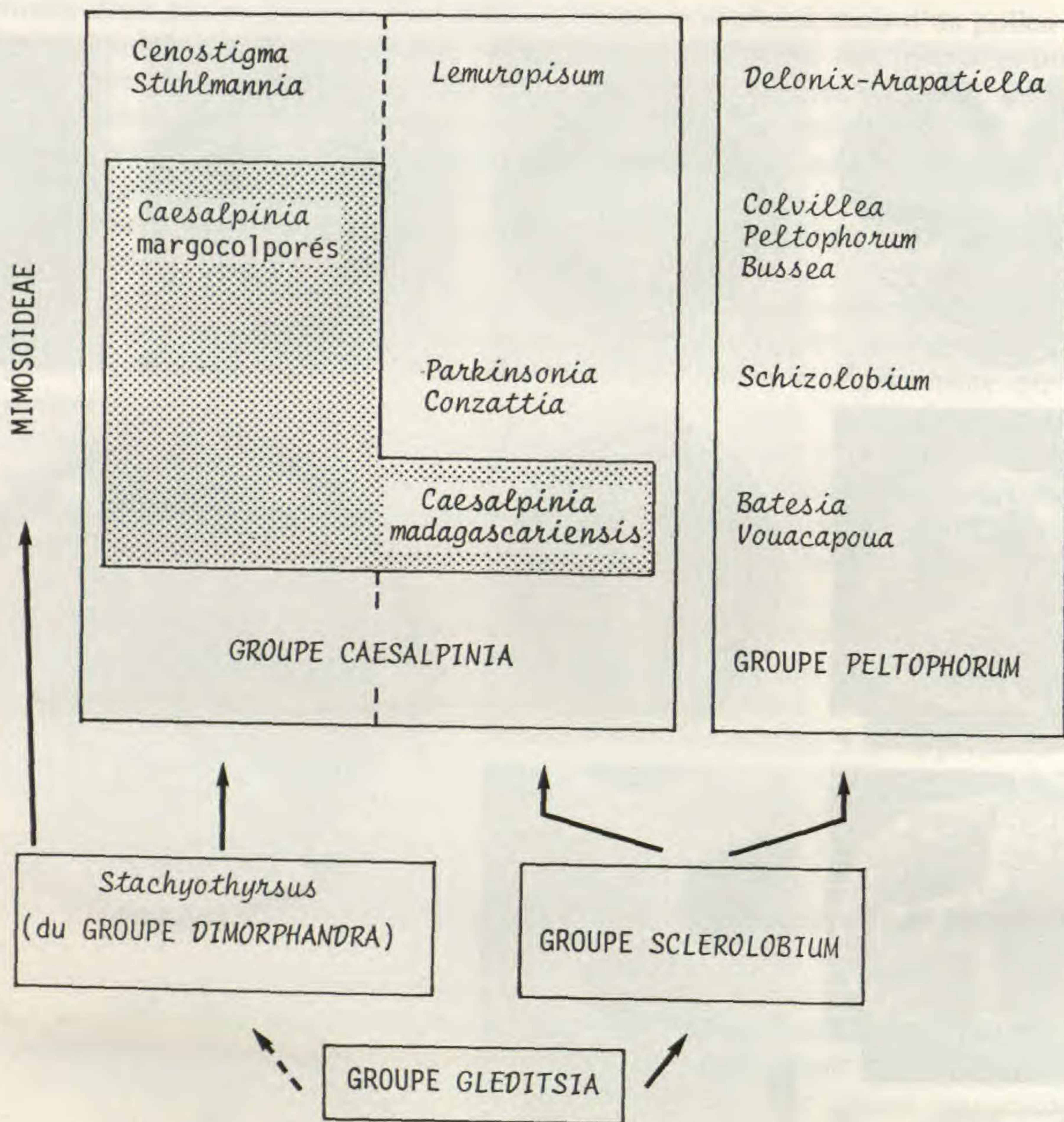


TABLEAU 1 : Position de *Caesalpinia madagascariensis* dans la tribu des *Caesalpinieae*. D'après POLHILL, RAVEN & STIRTON (1981) et POLHILL & VIDAL (1981), modifiés. Seuls certains genres ont été cités en exemple. En grisé : le genre *Caesalpinia*.

— Les genres *Conzattia*, *Parkinsonia*, à pollen tricolporé à marges simples et fin réticule proche de celui de *Caesalpinia madagascariensis*. Si du point de vue végétatif et floral, le genre *Haematoxylon* à pollen margocolporé se rapproche de *Parkinsonia* (POLHILL & VIDAL, 1981), *Caesalpinia madagascariensis*, par les caractères fins de son pollen, occupe la même position intermédiaire.

Ce second type pollinique caractérise les groupes primitifs de la tribu (groupes *Gleditsia* et *Sclerolobium*) ainsi que les genres les moins évolués du groupe *Peltophorum* (*Vouacapoua*, *Batesia*...).

Entre les groupes *Caesalpinia* et *Peltophorum* certaines formes polliniques sont très comparables : *Parkinsonia* a le même pollen que *Schizolobium*, et *Lemuropisum* est du type *Delonix* (SENESSE, 1980 : 405, 411). Un pollen de type *Delonix* dans le groupe *Caesalpinia* est cependant surprenant. En effet, si la fleur a évolué de façon comparable dans les deux groupes principaux des *Caesalpinia* — groupes *Caesalpinia* et *Peltophorum* — (POLHILL & VIDAL, 1981), c'est seulement dans le second qu'apparaissent, progressivement, de nombreux caractères polliniques dérivés : réseau à mailles plus grandes et pollen de plus grande taille chez *Bussea*, *Peltophorum*, *Colvillea* ; réseau à grandes mailles, pollen de grande taille et réduction des apertures avec perte progressive des marges chez *Delonix* et *Arapatiella*. Ces différents paliers n'apparaissent pas dans le groupe *Caesalpinia*. On peut bien sûr envisager dans ce cas le problème de l'adaptation à un mode de pollinisation ou de transport.

CONCLUSION

L'étude détaillée du pollen de *Caesalpinia* a permis de préciser le concept de marge et de distinguer, au sein du genre, deux formes de grains basées sur la présence d'une ou deux marges. Le genre *Caesalpinia* reflète ainsi les caractères du groupe *Caesalpinia* au sein duquel deux ensembles se distinguent par ces mêmes types polliniques, mais aussi par la morphologie végétative et florale (POLHILL & VIDAL, 1981). Ces deux types polliniques paraissent dériver d'ancêtres différents faisant apparaître très tôt deux lignées évolutives chez les *Caesalpinieae*. Par l'intermédiaire du genre *Stachyothyrsus* qui paraît être à l'origine des pollens margocolporés, le groupe *Dimorphandra*, très orienté vers les *Mimosoideae*, se trouve étroitement relié au groupe *Caesalpinia*.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, O. N. & ALLEN, E. K., 1981. — *The Leguminosae — a source book of characteristics, uses and nodulation*. MacMillan publishers LTD, London, 812 p.
- BLACKMORE, S. & BARNES, S. H., 1986. — Harmomegathic mechanisms in pollen grains. In *Pollen and Spores : Form and Function*, BLACKMORE S. & FERGUSON I. K., eds., Academic Press, London : 137-149.
- CAPURON, R., 1967. — Deux *Caesalpinia* nouveaux pour Madagascar. *Adansonia*, sér. 2, 7 (2) : 199-205.
- COWAN, R. S., 1981. — *Caesalpinioideae*. In *Advances in Legume systematics*, part. 1 : 57-64, POLHILL, R. M. & RAVEN, P. H., eds., Kew.
- FAEGRI, K. & IVERSEN, J., 1966. — *Textbook of pollen analysis*. Second printing, Munksgaard, Copenhagen, 237 p.
- GRAHAM, A. & BARKER, G., 1981. — Palynology and tribal classification in the *Caesalpinioideae*. In *Advances in Legume systematics*, part 2 : 801-834, POLHILL, R. M. & RAVEN, P. H., eds., Kew.
- GUINET, PH., 1981. — Comparative account of pollen characters in the Leguminosae. In *Advances in Legume systematics*, part 2 : 789-799, POLHILL, R. M. & RAVEN, P. H., eds., Kew.

- GUINET, PH., 1981. — Mimosoideae : the characters of their pollen grains. In *Advances in Legume systematics*, part 2 : 835-855, POLHILL, R. M. & RAVEN, P. H., eds., Kew.
- HEYWOOD, V. H., 1971. — The Leguminosae — a systematic purview. In *Chemotaxonomy of the Leguminosae* : 1-29, HARBORNE, J. B., BOULTER, D. & TURNER, B. L., eds., London.
- HUTCHINSON, J., 1964. — *The genera of flowering Plants, Dicotyledones I*. Oxford, 510 p.
- LARSEN, S. S., 1975. — Pollen morphology of Thai species of *Bauhinia* (Caesalpinaceae). *Grana* 14 : 114-131.
- LIEUX, M. H., 1982. — An Atlas of pollen of trees, shrubs, and woody vines of Louisiana and other southeastern states, part 4 : Sapotaceae to Fabaceae. *Pollen et Spores* 24 (3-4) : 331-368.
- MULLER, J., 1979. — Form and Function in Angiosperm pollen grains. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66 : 596-632.
- PETTIGREW, C. J. & WATSON, L., 1977. — On the classification of Caesalpinioideae. *Taxon* 26 (1) : 57-64.
- POLHILL, R. M., RAVEN P. H. & STIRTON, C. H., 1981. — Evolution and systematics of the Leguminosae. In *Advances in Legume systematics*, part 1 : 1-26, POLHILL, R. M. & RAVEN, P. H., eds., Kew.
- POHILL, R. M. & VIDAL, J. E., 1981. — Caesalpinieae. In *Advances in Legume systematics*, part. 1 : 81-95, POLHILL, R. M. & RAVEN, P. H., eds., Kew.
- ROWLEY, J. R. & SKVARLA, J. J., 1987. — Ontogeny of pollen in *Poinciana* (Leguminosae). II. Microspore and pollen grain periods. *Rev. Paleobot. Palynol.* 50 : 313-331.
- SCHULZE-MENZ, G. K., 1964. — Leguminosae, Caesalpinioideae. In ENGLER's *Syllabus der Pflanzenfamilien*, ed. 12, 2 : 226-230, Borntraeger, Berlin.
- SENESSE, S., 1976. — Le pollen des *Azelia* africains (Légumineuses, Caesalpinaceae). *Adansonia*, sér. 2, 15 (3) : 357-378.
- SENESSE, S., 1980. — Palynologia Madagassica et Mascarenica. Fam. 98 bis : Caesalpinaceae. *Pollen et spores* 22 (3-4) : 355-423.
- THANIKAIMONI, G., 1986. — Pollen apertures : form and function. In *Pollen and Spores : Form and Function*, BLACKMORE, S. & FERGUSON, I. K., eds., Academic Press, London : 119-136.
- THANIKAIMONI, G., CARATINI, C., VENKATACHALA, B. S., RAMANUJAM, C. G. K. & KAR, R. K., 1984. — Selected Tertiary Angiosperm pollens from India and their relationship with African Tertiary pollens. *Travaux de la Section Scientifique et Technique, Institut Français de Pondichéry* 19 : 1-92, 72 pl.
- TSUKADA, M., 1963. — Pollen morphology and identification I. Eucaesalpinieae. *Pollen et Spores* 5 (2) : 239-284.
- VIDAL, J. E. & HUL THOL, S., 1976. — Révision des *Caesalpinia* asiatiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e série., 395, Botanique 27 : 69-136.
- VIGUIER, R., 1948 (publié en 1949). — Leguminosae madagascarienses novae. *Not. Syst.* 13 (4) : 333-369.